柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上的取食行为

何章章，华登科，杜田华，王福莲，桂连友*

（长江大学农学院昆虫研究所，湖北荆州 434025）

摘要：【目的】证实并探明柑橘大实蝇 *Bactrocera minax* 成虫在中国板栗 *Castanea mollissima* 雄花花序上的取食行为，从而为柑橘大实蝇的非化学防控提供理论依据。【方法】采用录像技术对柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上的行为活动过程进行跟踪观察和分析。【结果】柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上的取食行为分为爬行、取食、梳理和静息 4 个阶段，成虫的取食行为没有固定次序，除无法从静息阶段直接到取食阶段外，成虫可从爬行、取食、梳理和静息 4 个阶段中的任一阶段随意转入另一阶段。成虫取食行为各个阶段的频次占比由高到低排列顺序为：爬行 > 取食 > 梳理 > 静息。静息阶段平均耗时显著超过取食、梳理和爬行阶段；取食、梳理和爬行阶段之间的平均耗时无显著差异。柑橘大实蝇雌成虫与雄成虫之间，各个阶段频次占比和平均耗时均无显著差异。【结论】结果证实柑橘大实蝇雌雄成虫在中国板栗雄花花序上存在取食行为。

关键词：柑橘大实蝇；板栗；雄花花序；取食行为；频次占比；平均耗时

中图分类号：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2018)04-0458-10

Feeding behaviour of *Bactrocera minax* (Diptera: Trypetidae) on male inflorescence of *Castanea mollissima* (Fagales: Fagaceae)

HE Zhang-Zhang, HUA Deng-Ke, DU Tian-Hua, WANG Fu-Lian, GUI Lian-You* (Institute of Insect, College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025, China)

Abstract: 【Aim】 This study aims to confirm and elucidate the feeding behaviour of adult *Bactrocera minax* on male inflorescence of *Castanea mollissima* in the wild, so as to provide references for prevention and control of this insect using non-chemical control methods in China. 【Methods】 The feeding behavior of adult *B. minax* on male inflorescence of *C. mollissima* was tracked with video technology and analyzed. 【Results】 The results showed that the feeding behaviour of adult *B. minax* was characterized by four phases, *i. e.*, walking, feeding, grooming and inactivity, and the sequence of these four phases was not fixed. Except being unable to go from the inactivity phase to the feeding phase, adult *B. minax* could optionally transit from one phase to another among the four phases. The proportion of frequency of each behavior of adult *B. mina*x in the order from high to low was as follows: walking > feeding > grooming > inactivity. The average time of the inactivity phase was significantly longer than that of the feeding, grooming and walking phase, and the difference in the average time was not obvious among the feeding, grooming and walking phases. There was no significant difference in the proportion of frequency and average time of each phase between females and males. 【Conclusion】 These results confirm the presence of feeding behavior of adult *B. minax* on male inflorescence of *C. mollissima*.

Key words: *Bactrocera minax*; *Castanea mollissima*; male inflorescence; feeding behaviour; proportion of frequency; average time

基金项目：国家自然科学基金项目(31370413, 31772206)

作者简介：何章章，男，1992 年生，湖北荆门人，硕士研究生，主要从事农业害虫综合治理研究，E-mail: 383238990@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: guilianyou@126.com

收稿日期 Received: 2017-11-29；接受日期 Accepted: 2018-02-08

昆虫与植物的关系以营养、栖息和运输三者最为重要，其中昆虫对寄主植物的取食行为反应是一个核心问题（钦俊德，1987；Bernays and Minkenberg，1997）。昆虫的取食行为是昆虫在接受内外信息刺激后，由神经和肌肉系统做出的综合反应，表现出摄取食物以及与此相关的一系列活动（周天牧等，2004），包括定向、趋性、选择、取食和梳理等过程（Matthews and Matthews，2009；高月波和翟保平，2010；Li *et al*.，2014；王政等，2014）。同种昆虫个体的取食行为既可表现出种群的相似性，又可表现出种特有的固定模式，其主要受营养需求和食物适合度的共同影响（Dus *et al*.，2011）。昆虫在植物上的取食行为是有节律的，其爬行和游离行为与取食行为有一定的拮抗性，具体而言，食物不适合时，昆虫游离行为增多，固定取食活动必然减少（Browne，1977）。昆虫对寄主植物的选择依赖于视觉（Phillips *et al*.，2010；Zhukovskaya *et al*.，2017）、嗅觉（Vogt and Riddiford，1981；Webster，2012；Pelosi *et al*.，2017）和味觉（Merivee *et al*.，2012；Miyamoto *et al*.，2012）等感觉及其他作用（Farkas and Shorey，1972；Tobin，1981；Poulet and Hedwig，2005；Clarke *et al*.，2013）。昆虫需通过梳理自身以保持感觉的可靠和灵敏（Böröczky *et al*.，2012），事实上，梳理行为是许多昆虫的共有和惯常行为（Böröczky *et al*.，2012），其目的是清除自身表面的污秽（Szebenyi，1969；El-Awami and Dent，1995）、寄生虫（Vincent and Bertram，2010）和病原体（Reber *et al*.，2011），并预防感染（Sachs，1988；Zhukovskaya *et al*.，2013）。

中国板栗 *Castanea mollissima* 是我国特有的壳斗科（Fagaceae）栗属植物，也是长江流域部分地区森林生态系统中的一个重要物种，更是许多野生动物的重要食物来源（黄宏文，1998；田华等，2009）。板栗为雌雄异花同株果树，雄花序为直立葇荑花序，每条花序约上百簇，花序脱落后有花序轴痕。小花无柄，花被短，花丝细长，雄蕊约 12 枚（张宇和等，2005）。板栗雌花聚生于密被鳞片总苞内，称雌花簇，着生在枝条先端雄花序的基部（张宇和等，2005）。板栗雌雄花序比例约为 1∶7～12，雌雄花朵比例达 1∶2 400～4 000（郭素萍等，1998）。板栗花器结构复杂（任立中等，1981；白志英等，2000），板栗雄花基部可能有褐色腺体（陈娟等，2014），成熟花粉中含有大量蛋白质、糖、脂质以及微量元素、维生素等营养物质（周云龙，2004）。板栗的挥发物主要由绿叶气味、芳香族、单萜、倍半萜和杂环类化合物组成，可吸引鳞翅目害虫（陈炳旭等，2010；董易之等，2012）。板栗雄花花粉数量大，花期散粉持续时间长，可能同时依靠虫媒和风媒传粉（Shi and Stösser，2005；夏立等，2007；陈娟等，2014）。在湖北荆门地区，中国板栗的开花期从 5 月下旬开始一直持续至 6 月中旬，这段时期正好与此地柑橘大实蝇羽化的时期一致，期间板栗花散发出特殊香气，能引诱丽蝇、尺蛾、金龟子、黄斑蝽和蜜蜂等昆虫。

柑橘大实蝇 *Bactrocera minax* 是主要分布于我国的柑橘类重要害虫，也是对外检疫对象之一（Gui *et al*.，2011；黄秀琴等，2012；罗杰等，2015）。柑橘大实蝇成虫产卵于柑橘幼果中，幼虫孵化后在果实内部取食瓤瓣，常使果实未熟先黄，使被害果提前脱落，其成虫和幼虫的习性、食物来源和食物地点不同，成虫必须经过营养补充期，生殖腺才能逐渐发育成熟，幼虫取食柑橘类幼果就能够满足营养生长需要（汪兴鉴和罗禄怡，1995；Dhillon *et al*.，2005；Nardi *et al*.，2005）。柑橘大实蝇成虫在橘园中出土羽化后，可能离开橘园一段时期后，再回到橘园，在幼果上产卵为害（汪兴鉴和罗禄怡，1995；罗杰等，2016）。柑橘大实蝇成虫羽化至产卵期间后多栖息于果园附近的青冈林 *Cyclobalanopsis* 和竹林（Bambusoideae）中（吴志清，1958），可能以蚜虫的蜜露或植物的花蜜和花粉作为营养补充（Daane and Johnson，2010；Dong *et al*.，2014）。

针对柑橘大实蝇初羽化成虫的食物源和栖息环境认识模糊不清的问题，桂连友研究团队于 2013－2016 年，通过对初羽化的柑橘大实蝇成虫在橘园内和在橘园附近生境之间的迁移行为进行谐波雷达跟踪研究，首次发现初羽化的柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上活动。在此基础上，本研究利用录像技术对柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上的行为活动进行跟踪观察，据此分析其取食行为过程及雌雄差异，以期证实并探明柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上的取食行为，为柑橘大实蝇的人工饲料及食物引诱剂开发和应用提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

2016 年 10 月从湖北松滋市陈店镇（30°18′N，111°77′E）未采取防控措施的柑橘园采集虫果，带回长江大学昆虫生态学实验室（30°21′N，112°8′E），

埋在河沙(厚度 5 ~7 cm)中,幼虫化蛹后,分期分批收集蛹转移到盛有河沙(厚度 5 ~7 cm)的塑料盆中(直径 17 cm,高 11 cm),保持土壤湿度 20% 左右。试验前 10 d,将蛹连同塑料盆带到试验地点(湖北省荆门市东宝区马河镇白泥河村),收集羽化后的成虫,置于养虫笼(35 cm × 35 cm × 35 cm)中饲养,饲喂的食物是酵母菌浸粉(纯味型,青岛海博生物技术有限公司)和蔗糖(化学纯,北京康普汇维科技有限公司)按 1∶3的质量比混匀的混合物,以所饲养的 3 -5 日龄成虫作为供试虫源。

1.2 实验地点

实验于 2016 年 5 -6 月在湖北省荆门市东宝区马河镇白泥河村(31°12′N, 111°54′E, 海拔 150 m)板栗园进行。园中均为人工栽培的中国板栗早熟 1 号品种,树龄 4 ~5 年,树高 2.5 ~4 m。

1.3 柑橘大实蝇取食行为观察

选取盛花期的板栗雄花花序,清除枝条和花序上的蚂蚁、蜘蛛等昆虫,将柑橘大实蝇成虫释放到板栗花雄花花序上,使用摄像机(Sony, HXR-MC58C)对柑橘大实蝇成虫取食行为进行跟踪拍摄,拍摄时段为 17:00 -19:00,拍摄时长为 11 ~31 min,雌雄成虫各 10 头。

1.4 影像和数据处理

采用 Adobe Premiere Pro CC 软件(Adobe 公司)(简称 PR 软件)分析影像文件,得到取食行为的各个阶段的频次(出现的次数)和时间等参数,计算出频次占比和平均耗时。

频次占比(%)=取食行为单阶段的频次/取食行为所有阶段总频次 ×100%;

平均耗时(s) = 取食行为单阶段的总时间/取食行为单阶段的频次。

试验所有的数据均采用 SPSS (SPSS Inc., Chicago, USA)数据处理系统进行分析。取食行为阶段和性别为两个因子,其频次占比和平均耗时的差异分别采用二因素有重复方差分析(Two-way ANOVA),平均数差异均采用 Tukey 氏多重比较。

2 结果

2.1 柑橘大实蝇成虫的取食行为

柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序(图 1: A)上的取食行为包括爬行、取食(图 1: B)、梳理(图 1: C)和静息(图 1: D) 4 个行为阶段。

爬行:成虫一直行走,但大多数时候都是边行走边将头部扎进雄花花序里搜寻。

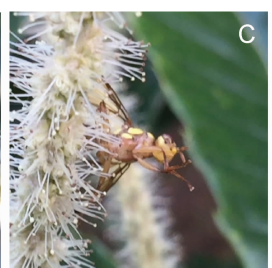
取食:成虫 3 对足固定在花盘基部,腹部向下弯曲,头部扎进花里,喙伸长,喙前端接触板栗雄花基部(内部或者外部),进行舐吸,最短历时 2 s。

梳理:包括梳理足、翅、触角、复眼、口器和腹部。梳理过程没有固定的次序。成虫用两前足梳理口器、触角和复眼,用两后足梳理腹部和翅。两前足互搓,两后足亦然,完成自我梳理。两中足起固定作用,无法互搓,只能一只中足与两前足 3 足互搓。

静息:成虫足及身体固定不动,原地休息,喙偶尔伸缩。







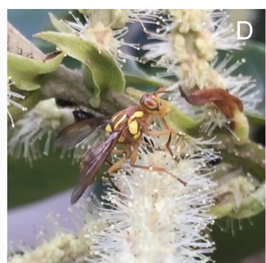


图 1 柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上的取食行为

Fig. 1 Feeding behaviour of adult *Bactrocera minax* on male inflorescence of *Castanea mollissima*

A: 中国板栗雄花花序 Male inflorescence of *C. mollissima*; B: 取食 Feeding; C: 梳理 Grooming; D: 静息 Inactivity.

柑橘大实蝇雌雄成虫的取食行为均没有固定次序,除无法从静息阶段直接到取食阶段外,成虫可从爬行、取食、梳理和静息 4 个阶段中的任一阶段随意转入另一阶段(图 2;图 3)。两个阶段转换(直接转换)的过程中,取食-爬行和爬行-取食的转换频次最多,占两阶段转换总频次的 70%(图 2)。

2.2 柑橘大实蝇成虫取食行为过程的差异

柑橘大实蝇成虫的取食行为各个阶段频次占比,由高到低排列顺序为:爬行(46.32% ±0.87%, Mean ± *SE*,下同)>取食(35.40% ±1.37%)>梳

图 2　柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上的取食行为动态

Fig. 2　Dynamics of feeding behaviour of adult *Bactrocera minax* on male inflorescence of *Castanea mollissima*

A－J：雌性的 10 个重复 10 replicates of females；K－T：雄性的 10 个重复 10 replicates of males. Wk：爬行 Walking；Fd：取食 Feeding；Gm：梳理 Grooming；Ia：静息 Inactivity. n＝20，♀∶♂＝1∶1.

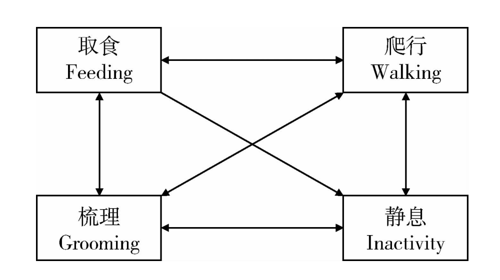


图 3　柑橘大实蝇成虫取食行为循环

Fig. 3　Feeding behavior cycle of adult *Bactrocera minax*

理（12.53%±1.10%）＞静息（5.75%±1.46%）（$F=239.83$，$df=3,79$，$P<0.05$）（图 4：A）；4 个阶段平均频次占比雌成虫（25.00%±2.81%）与雄成虫（25.00%±2.74%）之间无显著差异（$F=0$，$df=1,79$，$P>0.05$）（图 4：B）。

柑橘大实蝇成虫取食行为各个阶段之间的平均耗时存在显著差异（$F=3.75$，$df=3,79$，$P<0.05$）（图 5：A）。静息（67.76±18.45 s）阶段平均耗时显著超过取食（29.14±2.88 s）、梳理（29.04±5.69 s）和爬行（30.64±2.59 s）阶段；取食、梳理和爬行阶段之间的平均耗时无显著差异；4 个阶段平均耗时雌成虫（38.92±8.61 s）与雄成虫（39.37±5.85 s）之间，无显著差异（$F=0.002$，$df=1,79$，$P>0.05$）（图 5：B）。

3　讨论

昆虫与寄主植物在长期的演化过程中相互作用、协同进化，形成了错综复杂的关系，昆虫取食寄

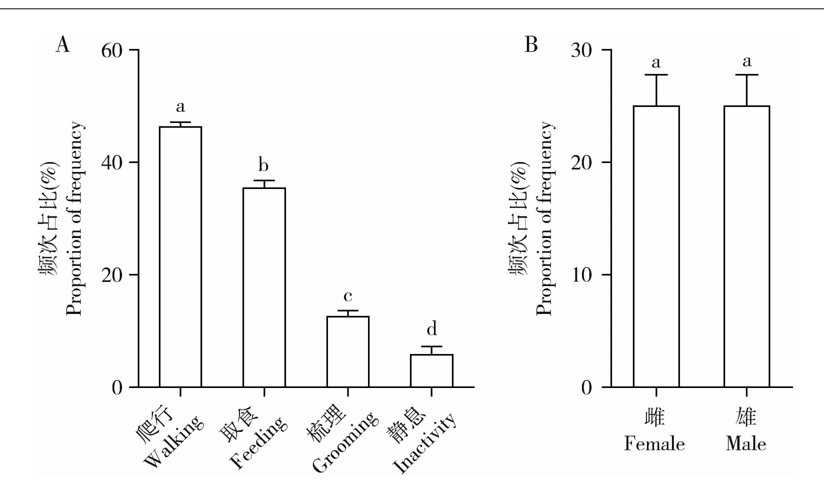


图 4 柑橘大实蝇成虫各个阶段取食行为频次占比(A)及 4 个阶段平均频次占比雌雄之间(B)比较

Fig. 4 Comparison of the proportion of frequency of each phase (A) and the average proportion of frequency of four phases between females and males (B) in the feeding process of adult *Bactrocera minax*

柱子上不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)(二因素方差分析,Tukey 氏多重比较);同 5 同。Different lowercase letters above bars indicate significant difference ($P<0.05$) (two-way analysis of variance, Turkey's multiple range comparison). The same for Fig. 5.

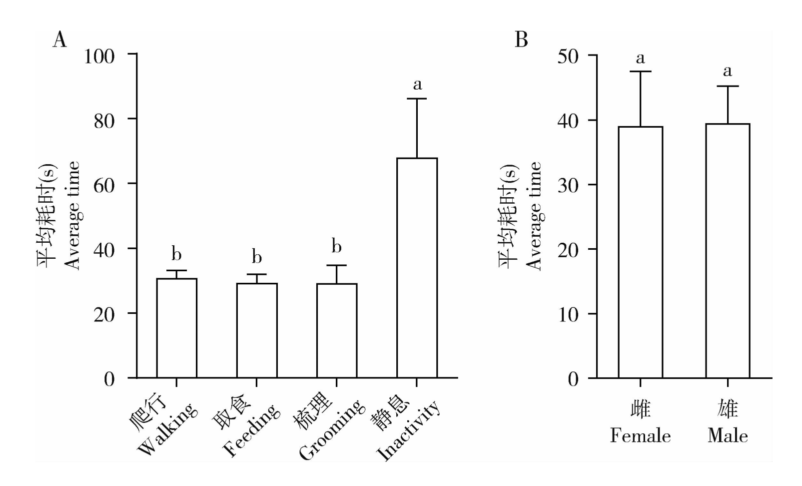


图 5 柑橘大实蝇成虫取食行为各个阶段(A)及 4 个阶段雌雄之间(B)平均耗时比较

Fig. 5 Comparison of the average time of each phase (A) and in four phases between females and males (B) in the feeding process of adult *Bactrocera minax*

主植物的行为就是昆虫与寄主植物相互作用的最好注解(Abe and Higashi, 1991; Bernays, 1998)。受寄主植物的营养结构和昆虫自身生理特性等内外因素的影响,昆虫进化出了多种多样的取食行为,且其可根据外界环境的变化随时改变取食策略(Beck, 1997; Hochuli, 2001)。但是,植食性昆虫的取食阶段却大体相似,一般要经过兴奋、试探与选择、进食、梳理等过程(Matthews and Matthews, 2009)。柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上的取食行为也不例外,包括爬行、取食、梳理和静息 4 个阶段。捕食性昆虫会根据外界环境的变化来调节其捕食行为,形成诸如坐等捕食式、积极搜索式和依猎物密度而变化的混合式,三大策略来获取食物(Formaonwicz, 1982; 戈峰和丁岩钦, 1995)。柑橘大实蝇成虫是植食性昆虫,其取食过程的爬行阶段包括兴奋、试探与选择等环节,且其大多数时候都是边爬行边将头部扎进雄花花序里搜寻,似乎是利用"试错法"来觅食,因此可将其取食策略可定义为积极搜索式。这种取食策略效率高,但能耗也高(Wiegert and Petersom, 1983),因此柑橘大实蝇成虫需经过静息阶段来调整状态或消化食物。

柑橘大实蝇成虫的口器为舐吸式,由基喙、中喙和端喙 3 部分构成。在野外取食时,柑橘大实蝇成虫主要以口器的端喙部分接触食物表面,通过唇瓣滤食,且仅液体和小分子的颗粒食物可通过微孔进入拟气管,而后再流入食物道(李宗锴等, 2013)。

特殊的口器结构决定了柑橘大实蝇成虫只能取食植物表面的营养物质，而植物表面营养物质的相对匮乏和分布不均衡，又导致了柑橘大实蝇成虫需转移位置来获取食物。取食过程中，柑橘大实蝇成虫频繁的将头部扎进花盘，身体会沾染外来物质，影响嗅觉、味觉和视觉等感觉作用，以及爬行和飞行等运动行为。梳理行为对于昆虫完成信息交流、运动、取食和呼吸等机能具有重要的作用，因此，梳理行为基本上是昆虫的共有行为（Böröczky *et al.*, 2012）。柑橘大实蝇成虫的梳理行为包括梳理足、翅、触角、复眼、口器和腹部等阶段，双翅目（Szebenyi, 1969; Yanagawa *et al.*, 2017）、膜翅目（Basibuyuk and Quicke, 1999; Reber *et al.*, 2011; Hamiduzzaman *et al.*, 2017）、鞘翅目（Valentine, 1973; Santos *et al.*, 2017）、直翅目（Bret and Ross, 1986; Kuriwada and Reddy, 2016）和蜚蠊目（El-awami and Dent, 1995; Zhukovskaya and Lychakov, 2016）的大部分昆虫都存在这些梳理行为。昆虫梳理行为的过程相似，但梳理的手段却不同。以梳理触角为例，蟑螂直接用口器梳理，苍蝇用足梳理，而蚂蚁则是先用足上的特殊结构梳理随后用口器梳理（Böröczky *et al.*, 2012）。果蝇的梳理行为是一种先天定型行为，各梳理行为之间非随机出现，具有特定的时间序列，由基因编码并通过神经系统进行控制，即使果蝇在去翅以后，仍会做出与正常近似的梳理翅的动作，即所谓的“真空行为”（魏朝明等, 2006; Kays *et al.*, 2014）。柑橘大实蝇的各梳理行为之间有无特定的联系，及其梳理行为的内在机理需进一步研究。

柑橘大实蝇成虫的取食行为没有固定次序，除无法从静息阶段直接到取食阶段外，成虫可从爬行、取食、梳理和静息 4 个阶段中的任一阶段随意转入另一阶段。小黑瓢虫 *Delphastus catalinae*（罗宏伟等, 2006）和拟小食螨瓢虫 *Stethorus parapauperculus*（马华博等, 2016）的捕食行为也没有固定次序。动物行为一般可分为定型行为（stereotyped behavior）和后天习得行为（learned behavior）。定型行为的定义是排除任何可能学习的机会，动物在一定的外部环境刺激下，第一次完成的具有生物学功能的行为（魏朝明等, 2006）。昆虫取食行为是个连锁的过程，其中绝大多数昆虫的定向行为是定型行为（高月波和翟保平, 2010），但其他过程的属性还未充分研究（Matthews and Matthews, 2009）。柑橘大实蝇成虫的取食行为的 4 个阶段是定型行为还是后天习得行为，犹未可知，但 4 个阶段可随意切换，可能是其强适应性的表现。昆虫的取食活动是生理代谢中的第一个环节，它和各种生理代谢活动组成了一个反馈链，故取食不仅是一个行为过程，同时也是一个生理过程（王斌, 2008）。这个过程几乎涉及了昆虫所有的感觉机制，并且贯穿着昆虫的激素调节和神经信号传导过程（Matthews and Matthews, 2009; Nässel and Wegener, 2011; Wielendaele *et al.*, 2013）。昆虫借助于视觉和嗅觉寻找食物（Webster, 2012; Pelosi *et al.*, 2017）。接触到寄主植物后，昆虫则可能通过触角或足跗节“触诊”（palpation）寄主植物（Renwikc and Chew, 1994），或通过口器尝试和评估寄主植物（Campo and Miles, 2003; Miyamoto *et al.*, 2012）。根据环境的变化，随时调动不同的感觉器官，随时调整行为顺序是昆虫的取食策略之一（Hochuli, 2001）。柑橘大实蝇的取食行为是个复杂的过程，若其各个阶段一成不变，则可能无法适应环境的改变，无法提高取食效率。

柑橘大实蝇雌成虫与雄成虫之间，各个阶段频次占比和平均耗时均无显著差异，后续研究可将其合并处理。柑橘大实蝇成虫的取食行为各个阶段频次占比由高到低排列顺序为：爬行 > 取食 > 梳理 > 静息，取食与爬行阶段之间转换的频次最多。Zheng 等（2015）以取食行为作为评价指标，评估取食甜味剂对桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 的影响，得出的结果和本研究结果类似。这个结果从侧面印证了柑橘大实蝇成虫的捕食策略为积极搜索式。根据最优捕食理论，自然选择将捕食者的时间和能量消耗逐渐达成了最适的分配，从而使它在捕食过程中获得最大的净收益（Macarthur and pianka, 1966; Schoener, 1969）。权且将这个理论扩展到植食性昆虫，柑橘大实蝇成虫要想提高取食效率，需加快搜索活动（爬行）以寻找食物。柑橘大实蝇成虫取食行为的各个阶段的频次占比不同，均是为“获得最大的净收益”这一目标服务。柑橘大实蝇成虫的取食行为的各个阶段平均耗时最长的是静息阶段，即柑橘大实蝇成虫取食全过程中单次完成静息阶段所耗费的时间最长。本研究采用平均耗时来评价柑橘大实蝇成虫的取食行为，源于柑橘大实蝇取食行为的各个阶段的频次占比存在极显著差异。以总时间（平均耗时 × 频次）为评价指标，日本刀角瓢虫 *Serangium japonicum* 和大突肩瓢虫 *Synonycha grandis* 成虫捕食行为中的取食阶段耗时最长（姚松林等, 2005; 魏开炬等, 2015），沙巴拟刀角瓢虫 *Serangiella sababensis* 和越南斧瓢虫 *Axinoscymnus apioides* 成虫捕食行为

中的爬行阶段耗时最长(苗静等, 2010),这些结果与本研究不同。昆虫取食行为的各个阶段有一定的拮抗性(Browne, 1977; 王斌, 2008)。因此,柑橘大实蝇成虫静息时间的延长必然带来取食、爬行和梳理时间的缩短。柑橘大实蝇成虫可以通过反刍作用将一些可溶性的物质(如蔗糖等)由唾液溶解后吸收(Vijaysegaran *et al.*, 1997)。柑橘大实蝇成虫取食行为静息阶段耗时长,极有可能是因为其在进行反刍作用以消化食物并积蓄能量。

板栗花粉粒为长球形,大小为 13.08 μm × 9.07 μm(刘志彦等, 2008),柑橘大实蝇成虫唇瓣上的拟气管宽约 10 μm,微孔位于拟气管上,直径很小,成虫在取食时,食物只能从微孔进入(李宗锴等, 2013)。因此,理论上花粉粒是不能通过微孔进入柑橘大实蝇成虫的食物道。舐吸式口器的昆虫只适于取食植物的花蜜(尚丽娜, 2010),板栗雄花中存在着蜜腺(唐时俊, 1981),推测柑橘大实蝇成虫取食板栗雄花花蜜。综上所述,柑橘大实蝇成虫在中国板栗雄花花序上存在取食行为,可能取食板栗雄花花蜜,这为柑橘大实蝇的人工饲料及食物引诱剂的开发和应用提供了一定理论依据。

参考文献(References)

Abe T, Higashi M, 1991. Cellulose centered perspective on terrestrial community structure. *Oikos*, 60(1): 127–133.

Bai ZY, Lu BS, Zhang LP, Li BG, 2000. Study on the differentiation pattern of chestnut staminate flower. *Econ. For. Res.*, 18(3): 42–44. [白志英, 路丙社, 张林平, 李保国, 2000. 板栗雄花芽分化研究, 经济林研究, 18(3): 42–44]

Basibuyuk HH, Quicke DLJ, 1999. Gross morphology of multiporous plate sensilla in the Hymenoptera (Insecta). *Zool. Scr.*, 28(1–2): 51–67.

Beck MW, 1997. Inference and generality in ecology: current problems and an experimental solution. *Oikos*, 78(2): 265–273.

Bernays EA, 1998. Evolution of feeding behavior in insect herbivores: success seen as different ways to eat without being eaten. *BioScience*, 48(1): 35–44.

Bernays EA, Minkenberg OPJM, 1997. Insect herbivores: different reasons for being a generalist. *Ecology*, 78(4): 1157–1169.

Böröczky K, Wadakatsumata A, Batchelor D, Zhukovskaya M, Schal C, 2012. Insects groom their antennae to enhance olfactory acuity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 110(9): 3615–3620.

Bret BL, Ross MH, 1986. Behavioral responses of the German cockroach, *Blatella germanica* (L.) (Orthoptera: Blatellidae), to a propoxur formulation. *J. Econ. Entomol.*, 79(2): 426–430.

Browne LB, 1977. Host-related responses and their suppression: some behavioral considerations. In: Shorey HH, Mckelvey JJ eds. Chemical Control of Insect Behavior: Theory and Application. John Wiley & Sons, New York. 117–127.

Campo MLD, Miles CI, 2003. Chemosensory tuning to a host recognition cue in the facultative specialist larvae of the moth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.*, 206(Pt 22): 3979–3990.

Chen BX, Dong YZ, Liang GW, Lu H, 2010. Spacial pattern and sampling technique of *Laspeyresia splendana* larvae in *Castanea mollissima* orchards. *J. South China Agric. Univ.*, 31(1): 26–29. [陈炳旭, 董易之, 梁广文, 陆恒, 2010. 栗实蛾幼虫空间格局及抽样技术研究. 华南农业大学学报, 31(1): 26–29]

Chen J, Nie YT, Liu J, Yao HY, Cheng SY, 2014. Growth and development of staminate inflorescence and anatomic observation of male chestnut flower. *Hubei Agric. Sci.*, 53(13): 3090–3093. [陈娟, 聂玉婷, 刘津, 姚红艳, 程水源, 2014. 板栗雄花序生长发育规律及雄花结构解剖观察. 湖北农业科学, 53(13): 3090–3093]

Clarke D, Whitney H, Sutton G, Robert D, 2013. Detection and learning of floral electric fields by bumblebees. *Science*, 340(6128): 66–69.

Daane KM, Johnson MW, 2010. Olive fruit fly: managing an ancient pest in modern times. *Annu. Rev. Entomol.*, 55(1): 151–169.

Dhillon MK, Singh R, Naresh JS, Sharma HC, 2005. The melon fruit fly, *Bactrocera cucurbitae*: a review of its biology and management. *J. Insect Sci.*, 5: 40.

Dong YC, Wan L, Pereira R, Desneux N, Niu CY, 2014. Feeding and mating behaviour of Chinese citrus fly *Bactrocera minax* (Diptera, Tephritidae) in the field. *J. Pest Sci.*, 87(10): 647–657.

Dong YZ, Chen BX, Xu S, Li PY, Zhang XW, 2012. Analysis of volatiles from fruit and leaf of insect-resistant and insect-susceptible chestnut cultivars with GC-MS. *J. Fruit Sci.*, 29(6): 1052–1056. [董易之, 陈炳旭, 徐淑, 李鹏燕, 张晓薇, 2012. 抗、感虫板栗品种果、叶挥发物化学成分的 GC-MS 分析. 果树学报, 29(6): 1052–1056]

Dus M, Min S, Keene AC, Lee GY, Suh GS, 2011. Taste-independent detection of the caloric content of sugar in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108(28): 11644–11649.

El-Awami IO, Dent DR, 1995. The interaction of surface and dust particle-size on the pick-up and grooming behavior of the German cockroach *Blattella germanica*. *Entomol. Exp. Appl.*, 77(1): 81–87.

Farkas SR, Shorey HH, 1972. Chemical trail-following by flying insects: a mechanism for orientation to a distant odor source. *Science*, 178(4056): 67–68.

Formanowicz DR, 1982. Foraging tactics of larvae of *Dytiscus verticalis* (Coleoptera: Dytiscidae): the assessment of prey density. *J. Anim. Ecol.*, 51(3): 757–767.

Gao YB, Zhai BP, 2010. Progress in the mechanism of insect orientation. *Chin. Bull. Entomol.*, 47(6): 1055–1065. [高月波, 翟保平, 2010. 昆虫定向机制研究进展. 昆虫知识, 47(6): 1055–1065]

Ge F, Ding YQ, 1995. The foraging behavior of lady beetle *Propylaea japonica* towards cotton aphids *Aphis gossypii*. *Acta Entomol. Sin.*,

38(4)：436－441.［戈峰，丁岩钦，1995. 龟纹瓢虫对棉蚜的捕食行为. 昆虫学报，38(4)：436－441］

Gui LY，Huang XQ，Li CR，Boiteau G，2011. Validation of harmonic radar tags to study movement of Chinese citrus fly. *Can. Entomol.*，143(4)：415－422.

Guo SP，Li BG，Zhang SH，Li ZH，Zhang HX，Zhang HY，1998. The preliminary report of male inflorescence thinning experiment with chemical method in Taihang mountain. *Hebei J. For. Orchard Res.*，13(2)：170－173.［郭素萍，李保国，张守慧，李振辉，张花香，张宏业，1998. 太行山板栗化学疏雄试验初报. 河北林果研究，13(2)：170－173］

Hamiduzzaman MM，Emsen B，Hunt GJ，Subramanyam S，Williams CE，Tsuruda JM，Guzman-Novoa E，2017. Differential gene expression associated with honey bee grooming behavior in response to *Varroa* mites. *Behav. Genet*，47(3)：335－344.

Hochuli DF，2001. Insect herbivory and ontogeny：how do growth and development influence feeding behaviour，morphology and host use? *Austral Ecol.*，26(5)：563－570.

Huang HW，1998. Review of current research of the world *Castanea* species and importance of germplasm conservation of China native *Castanea* species. *J. Wuhan Bot. Res.*，16(2)：171－176.［黄宏文，1998. 从世界栗属植物研究的现状看中国栗属资源保护的重要性. 武汉植物学研究，16(2)：171－176］

Huang XQ，Li ZY，Li CR，Boiteau G，Gui LY，2012. Wing loading and extra loading capacity of adults of the Chinese citrus fruit fly，*Bactrocera*（*Tetradacus*）*minax*（Diptera：Tephritidae）. *Acta Entomol. Sin.*，55(5)：606－611.［黄秀琴，李正跃，李传仁，Boiteau G，桂连友，2012. 柑橘大实蝇成虫的翅载和额外负载能力. 昆虫学报，55(5)：606－611］

Kays I，Cvetkovska V，Chen BE，2014. Structural and functional analysis of single neurons to correlate synaptic connectivity with grooming behavior. *Nat. Protoc.*，9(1)：1－10.

Kuriwada T，Reddy GVP，2016. Volcanic ash decreases dehydration tolerance in the field cricket *Gryllus bimaculatus*（Orthoptera：Gryllidae）. *J. Asia-Pac. Entomol.*，19(1)：85－87.

Li LL，Peng HP，Kurths J，Yang YX，Schellnhuber HJ，2014. Chaos-order transition in foraging behavior of ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*，111(23)：8392－8397.

Li ZK，Zhou XW，Yang FL，Niu CY，2013. The mouthparts of *Bactrocera minax* by scanning electron microscope. *Plant Quar.*，27(2)：57－59.［李宗锴，周晓渭，杨凤连，牛长缨，2013. 柑橘大实蝇成虫口器扫描电镜观察. 植物检疫，27(2)：57－59］

Liu ZY，Li LS，Liu ZF，Chen BG，2008. Relationship between pollen morphology and nut yield in chestnut. *Nonwood For. Res.*，26(4)：57－62.［刘志彦，李路胜，刘志芳，陈北光，2008. 板栗花粉形态与果实产量的相关性. 经济林研究，26(4)：57－62］

Luo HW，Huang J，Wang ZH，2006. Observation of predatory behavior of *Delphastus catalinae* on *Bemisia tabaci*. *Chin. J. Biol. Control*，(S1)：14－16.［罗宏伟，黄建，王竹红，2006. 小黑瓢虫捕食行为的观察. 中国生物防治，(S1)：14－16］

Luo J，Gui LY，Boiteau G，Hua DK，2016. Study on the application of insect harmonic radar in the behavior of Chinese citrus fly. *J. Environ. Entomol.*，38(3)：514－521.［罗杰，桂连友，Boiteau G，华登科，2016. 昆虫谐波雷达在柑橘大实蝇行为学上的应用研究. 环境昆虫学报，38(3)：514－521］

Luo J，Gui LY，Wang FL，2015. Daily rhythm of flight take off by early emerged adult Chinese citrus fly and their landing locations. *J. Environ. Entomol.*，37(1)：36－43.［罗杰，桂连友，王福莲，2015. 初羽化的柑橘大实蝇成虫起飞日节律和降落位置. 环境昆虫学报，37(1)：36－43］

Ma HB，Chen JY，Hu ZH，Zhang FP，Han DY，Fu YG，2016. Predatory behavior of *Stethorus parapauperculus* adult on *Tetranychus cinnabarinus*. *J. Environ. Entomol.*，38(2)：293－298.［马华博，陈俊谕，胡志慧，张方平，韩冬银，符悦冠，2016. 拟小食螨瓢虫成虫对朱砂叶螨的觅食行为. 环境昆虫学报，38(2)：293－298］

Macarthur RH，Pianka ER，1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*，100(916)：603－609.

Matthews RW，Matthews JR，2009. Foraging and feeding. In：Matthews RW，Matthews JR eds. Insect Behavior. 2nd ed. Springer Netherlands，Berlin. 131－184.

Merivee E，Must A，Tooming E，Williams I，Sibul I，2012. Sensitivity of antennal gustatory receptor neurones to aphid honeydew sugars in the carabid *Anchomenus dorsalis*. *Physiol. Entomol.*，37(4)：369－378.

Miao J，Li SJ，Qiu BL，Ren SX，2010. The predatory behaviors of *Serangiella sababensis* and *Axinoscymnus apioides*. *Chin. Bull. Entomol.*，47(4)：700－702.［苗静，李绍建，邱宝利，任顺祥，2010. 烟粉虱天敌沙巴拟刀角瓢虫与越南斧瓢虫的捕食行为比较. 昆虫知识，47(4)：700－702］

Miyamoto T，Slone J，Song XY，Amrein H，2012. A fructose receptor functions as a nutrient sensor in the *Drosophila* brain. *Cell*，151(5)：1113－1125.

Nardi F，Carapelli A，Dallai R，Roderick GK，Frati F，2005. Population structure and colonization history of the olive fly，*Bactrocera oleae*（Diptera，Tephritidae）. *Mol. Ecol.*，14(9)：2729－2738.

Nässel DR，Wegene C，2011. A comparative review of short and long neuropeptide F signaling in invertebrates：any similarities to vertebrate neuropeptide Y signaling? *Peptides*，32(6)：1335－1355.

Pelosi P，Iovinella I，Zhu J，Wang GR，Dani FR，2017. Beyond chemoreception：different tasks of soluble olfactory proteins in insects. *Biol. Rev.*，99(1)：184－200.

Phillips JB，Jorge PE，Muheim R，2010. Light-dependent magnetic compass orientation in amphibians and insects：candidate receptors and candidate molecular mechanisms. *J. R. Soc. Interface*，7(s2)：S241－S256.

Poulet JFA，Hedwig B，2005. Auditory orientation in crickets：pattern recognition controls reactive steering. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*，102(43)：15665－15669.

Qin JD，1987. The Relationship between Insects and Plants. Science Press，Beijing.［钦俊德，1987. 昆虫与植物的关系. 北京：科学出版社］

Reber A, Purcell J, Buechel SD, Buri P, Chapuisat M, 2011. The expression and impact of antifungal grooming in ants. *J. Evol. Biol.*, 24(5): 954 -964.

Ren LZ, Yang QG, Du GH, 1981. Studies on the flower sex differentiation and organ differentiation of Chinese chestnut (Ⅱ). The development and differentiation of reproductive organs of Chinese chestnut. *J. Anhui Agric. Coll.*, (2): 41 -50. [任立中, 杨其光, 杜国华, 1981. 板栗花性别和器官分化的研究(Ⅱ). 板栗生殖器官的发育和分化. 安徽农学院学报, (2): 41 -50]

Renwikc JAA, Chew FS, 1994. Oviposition behavior in Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 39(1): 337 -400.

Sachs BD, 1988. The development of grooming and its expression in adult animals. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 525(1): 1 -17.

Santos EAD, Silva-Torres CSA, Barbosa PRR, Torres JB, Blassiolimoraes MC, 2017. Sexual behavior in ladybird beetles: sex with lights on and a twist for *Tenuisvalvae notata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Behav. Process.*, 144: 93 -99.

Schoener TW, 1969. Models of optimal size for solitary predators. *Am. Nat.*, 103(931): 277 -313.

Shang LN, 2010. Coadaptation of Flowers and Their visitors in Changbai Mountain Region. PhD Dissertation, Northeast Normal University, Changchun. [尚丽娜, 2010. 长白山地区访花昆虫与蜜源植物的协同适应. 长春: 东北师范大学博士学位论文]

Shi Z, Stösser R, 2005. Reproductive biology of Chinese chestnut (*Castanea mollissima* Blume). *Eur. J. Hort. Sci.*, 70(2): 96 -103.

Szebenyi AL, 1969. Cleaning behaviour in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.*, 17(4): 641 -651.

Tang SJ, 1981. The shape of the chestnut flowers. *Hunan For. Sci.*, (3): 29 -31. [唐时俊, 1981. 板栗花的形态. 湖北林业科技, (3): 29 -31]

Tian H, Kang M, Li L, Yao XH, Huang HW, 2009. Genetic diversity in natural populations of *Castanea mollissima* inferred from nuclear SSR markers. *Biodiv. Sci.*, 17(3): 296 -302. [田华, 康明, 李丽, 姚小洪, 黄宏文, 2009. 中国板栗自然居群微卫星(SSR)遗传多样性. 生物多样性, 17(3): 296 -302]

Tobin TR, 1981. Pheromone orientation: role of internal control mechanism. *Science*, 214 (4525): 1147 -1149.

Valentine BD, 1973. Grooming behavior in Coleoptera. *Coleopts. Bull.*, 27(2): 63 -73.

Vijaysegaran S, Walter GH, Rai D, 1997. Mouthpart structure, feeding mechanisms, and natural food sources of adult *Bactrocera* (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 90(2): 184 -201.

Vincent CM, Bertram SM, 2010. Crickets groom to avoid lethal parasitoids. *Anim. Behav.*, 79(1): 51 -56.

Vogt RG, Riddifor LM, 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature*, 293(5828): 161 - 163.

Wang B, 2008. Larval Feeding Behavior of *Orthaga achatina*, *Philosamia cynthia* and *Neospastis simaona*. MSc Thesis, East China Normal University, Shanghai. [王斌, 2008. 樟巢螟(*Orthaga achatina*)、樗蚕(*Philosamia cynthia*)和思茅新木蛾(*Neospastis simaona*)幼虫取食行为的研究. 上海: 华东师范大学硕士学位论文]

Wang XJ, Luo LY, 1995. Research progress in the Chinese citrus fruit fly. *Entomol. Knowl.*, 32(5): 310 - 315. [汪兴鉴, 罗禄怡, 1995. 柑橘大实蝇的研究进展. 昆虫知识, 32(5): 310 -315]

Wang Z, Meng QQ, Zhong GH, 2014. Study on the feeding behavior process and mechanism of phytophagous insect. *J. Environ. Entomol.*, 36(4): 612 -619. [王政, 孟倩倩, 钟国华, 2014. 植食性昆虫取食行为过程及机制研究. 环境昆虫学报, 36(4): 612 -619]

Webster B, 2012. The role of olfaction in aphid host location. *Physiol. Entomol.*, 37(1): 10 -18.

Wei KJ, Zhan ZR, Lin B, Zhang LH, Zhang CL, 2015. Observation on the predatory behavior of *Synonycha grandis* on *Pseudoregma bambusicola*. *Forest Pest Dis.*, 34(4): 26 - 29. [魏开炬, 詹祖仁, 林滨, 张龙华, 张春兰, 2015. 大突肩瓢虫对居竹伪角蚜捕食行为的观察. 中国森林科学, 34(4): 26 -29]

Wei ZM, Ding MY, Gu W, Huang Y, Li SB, 2006. Study on grooming behavior ethogram and behavior sequence in fruit fly *Drosophila melanogaster*. *J. Xi'an Jiaotong Univ.* (*Med. Sci.*), 27(1): 23 -26. [魏朝明, 丁明艳, 顾蔚, 黄原, 李生斌, 2006. 黑腹果蝇梳理行为谱及行为序列研究. 西安交通大学学报(医学版), 27(1): 23 -26]

Wiegert RG, Petersen CE, 1983. Energy transfer in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 28(1): 455 -486.

Wielendaele PV, Badisco L, Broeck JV, 2013. Neuropeptidergic regulation of reproduction in insects. *Gen. Comp. Endocr.*, 188 (1): 23 -34.

Wu ZQ, 1958. The preliminary study on the living behavior of *Bactrocera minax* (Enderlein). *Entomol. Knowl.*, 4(5): 216 - 217. [吴志清, 1958. 柑桔大实蝇的生活习性观察初报. 昆虫知识, 4(5): 216 -217]

Xia L, Shi ZG, Yang HY, Qi XY, 2007. Preliminary study on pollination characteristics of *Castanea mollissima*. *J. Southwest For. Univ.*, 27(1): 45 -47. [夏立, 石卓功, 汤洪义, 起晓燕, 2007. 中国板栗授粉特性初步研究. 西南林学院学报, 27(1): 45 -47]

Yanagawa A, Neyen C, Lemaitre B, Marion PF, 2017. The gram-negative sensing receptor PGRP-LC contributes to grooming induction in *Drosophila*. *PLoS ONE*, 12(11): e0185370.

Yao SL, Ren SX, Huang Z, 2005. Feeding behavior of *Serangium japonicum* (Coleoptera: Coccinellidae), a predator of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Chin. J. Appl. Ecol.*, 16(3): 509 -513. [姚松林, 任顺祥, 黄振, 2005. 烟粉虱天敌日本刀角瓢虫的捕食行为. 应用生态学报, 16(3): 509 -513]

Zhang YH, Liu L, Liang WJ, Zhang YM, 2005. China's Fruit Trees: Chestnuts and Hazelnuts. China Forestry Publishing House, Beijing. 34 -42. [张宇和, 柳鎏, 梁维坚, 张育明, 2005. 中国果树志·板栗榛子卷. 北京: 中国林业出版社. 34 -42]

Zheng C, Zeng L, Xu Y, 2015. Effect of sweeteners on the survival and behaviour of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae). *Pest Manag. Sci.*, 72(5): 990 -996.

Zhou TM, Chen JQ, Zhang PF, Wang YH, 2004. The influence of four

kinds of plant aqueous extracts on the feeding behaviors of *Aphids gossypii*. *J. Plant Prot*., 31(3): 252 – 258. [周天牧，陈建群，张鹏飞，王友红，2004. 4 种抗虫性植物水提物对棉蚜取食行为的影响. 植物保护学报，31(3): 252 – 258]

Zhou YL, 2004. Plant Biology. Higher Education Press, Beijing. 198 – 202. [周云龙，2004. 植物生物学. 北京：高等教育出版社. 198 – 202]

Zhukovskaya M, Novikova E, Saari P, Frolov RV, 2017. Behavioral responses to visual overstimulation in the cockroach *Periplaneta americana* L. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol*., 203(12): 1007 – 1015.

Zhukovskaya M, Yanagawa A, Forschler B, 2013. Grooming behavior as a mechanism of insect disease defense. *Insects*, 4(4): 609 – 630.

Zhukovskaya MI, Lychakov DV, 2016. Asymmetry of antennal grooming in the cockroach *Periplaneta americana*. *Neurosci. Behav. Physiol*., 46(2): 160 – 167.

（责任编辑：赵利辉）